

# 腔孢菌之分類與鑑定

郭章信 副教授

國立嘉義大學生物資源系

電子郵件：chkuo@mail.ncyu.edu.tw；傳真：05-2717816

## 摘 要

真菌(fungi)的生物特性中，有一項令人感到有趣的現象，即是許多的真菌會在它的生活史中產生有性孢子與無性孢子，Deuteromycotina (不完全菌亞門或半知菌亞門)即為一群無有性世代或有性世代尚未被發現之菌類，不完全菌目前大概已知為 1825 個屬，17,000 餘種。最新之真菌分類體系，不完全菌被歸類為有絲分裂孢子群(mitosporic fungi)，本群包括三大類菌：腔孢菌綱(coelomycetes)、絲孢菌綱(hyphomycetes)及菌核菌綱(agonomycetes)。所謂腔孢菌，是指分生孢子內生於分生孢子器(pycnidia)或分生孢子盤(acervuli)的不完全菌，目前約有 700 屬，9000 種。傳統上，腔孢菌的「人為分類」有黑盤孢目(melanconiales)、球殼孢目(sphaeropsidales)及盾殼菌目(pycnothyales)三個目(order)，其中盾殼菌目的產孢過程研究很少，因此 Sutton (1980) 並未將它列入『The Coelomycetes』一書中。不完全菌之鑑定主要依據 P. A. Sacardo、S. J. Hughes、K. Tsubaki、G. L. Barron 及 B. C. Sutton 之系統，屬種之歸屬則主要依據產孢構造，產孢方式(conidiogenesis)、孢子之形態、大小、顏色、細胞隔膜數多寡、紋飾等加以判別。本文也將介紹多種腔孢菌類的植物病原菌，供植物防疫檢疫人員之參考。

**關鍵詞：**不完全菌、腔孢菌綱、分類、鑑定

## 緒 言

真菌(fungi)的生物特性中，有一項令人感到有趣的現象，即是許多的真菌會在它的生活史中產生有性孢子與無性孢子；部份種類的真菌，這兩種孢子在形態上會類似，但是大多數真菌，它們兩種孢子之形態並不相同，甚至有些真菌的無性孢子會有兩種以上之形態，此種現象使得真菌不論在傳播與存活上，更能適應自然界環境的變化。Deuteromycotina (不完全菌亞門或半知菌亞門)即為一群無有性世代或有性世代尚未被發現之菌類，而字首deuter-就有second-(第二的)字意存在，常見不完全菌的同義字尚有：mitosporic fungi (有絲分裂孢子群)，imperfect fungi，anamorph，asexual fungi及conidial fungi等。不完全菌目前大概已知為1825個屬，17,000餘種，它的分佈相當廣泛，不管是從海洋至陸地或者自地表至大氣皆有其足跡。此類真菌，一部分因為會引起動植物病害，而受到人類之重視，有些則在食品、製藥、醱酵、輕工業、甚至在農業上具有可利用之經濟價值，因此，不完全菌不僅具基礎學術研究旨趣，亦具有開發應用

之潛力。

依據傳統之分類體系(Ainsworth, 1971)，不完全菌亞門包括有絲孢菌綱(hyphomycetes)、腔孢菌綱(coelomycetes)及芽孢菌綱(blastomycetes)等三綱，其中以絲孢菌綱之種類最多，腔孢菌綱次之。但是在最新之真菌分類體系，不完全菌消失其原有之分類位階，不再單獨成門，而被歸類為有絲分裂孢子群(mitosporic fungi)，本群包括三大類菌：腔孢菌綱、絲孢菌綱及菌核菌綱(agonomycetes)。不完全菌之鑑定主要依據P. A. Sacardo、S. J. Hughes、K. Tsubaki、G. L. Barron及B. C. Sutton之系統，屬種之歸屬則主要依據產孢構造，產孢方式(conidiogenesis)、孢子之形態、大小、顏色、細胞隔膜數多寡、紋飾等加以判別。

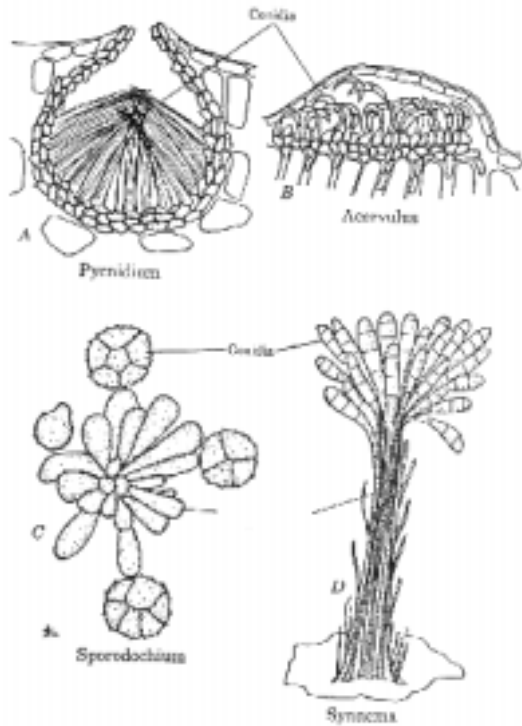
根據「國際植物命名規約」(International Code of Nomenclature, ICBN)的法規第59條，真菌的無性繁殖構造可以用二名法給一個學名，但由於這些無性繁殖構造的命名並非根據親緣演化的概念而來，因此依法規59條所訂的名便稱之為「人為分類」(artificial taxonomy)，也因為這樣的分類不具有親源演的基礎，因此不完全菌的存廢多所爭議。但是就動植物病害觀點而言，許多病原真菌於春、夏、秋之際，菌體繁衍、散播、分佈廣泛，皆以無性之不完全世代為主要之感染源，故不論就病原學、流行病學或生態學之觀點而言，其重要性不容忽視。況且部分發現有性世代之不完全菌，其有性世代於演化過程中，已經完全喪失，或有性世代只於特殊之生態、生理條件下方可出現，甚至有時有性世代並不常見，若一味不再重視不完全世代之形態、構造、發生學等特徵，捨棄不完全菌原有架構之分類位階，終將造成病害、病原之定義描述或連貫性、一致性上之困難。本課程主要藉由Sacardo、Hughes與Sutton之系統分別闡述絲孢菌與腔孢菌之分類與鑑定，並介紹幾種重要的植物病原菌，以期有助於檢防疫人員鑑定不完全菌之能力。

## 不完全菌之分類與鑑定

依據Ainsworth (1971)之分類，不完全菌亞門包括菌體呈酵母狀的芽孢菌綱；菌體呈絲狀，其上著生分生孢子的絲孢菌綱；分生孢子內生於分生孢子器(pycnidia)或分生孢子盤(acervuli)的腔孢菌綱(表一,圖一)，Ainsworth的提議並不屬於自然分類，爰因不完全菌類之起源多元，同種菌可能孢子不止一種，孢子形態特性易受環境或寄主生物而改變。此後，Sacardo依據孢子形態分類，Hughes依據孢子發生學分類，Tsubaki、Barron及Sutton沿用前人研究，發揚光大，但至今尚不能脫離人工分類之範疇。

表一、Common names still in use for some artificial groups of fungi derived from previously used formal taxonomic names (Alexopoulos *et.al.*,1996)

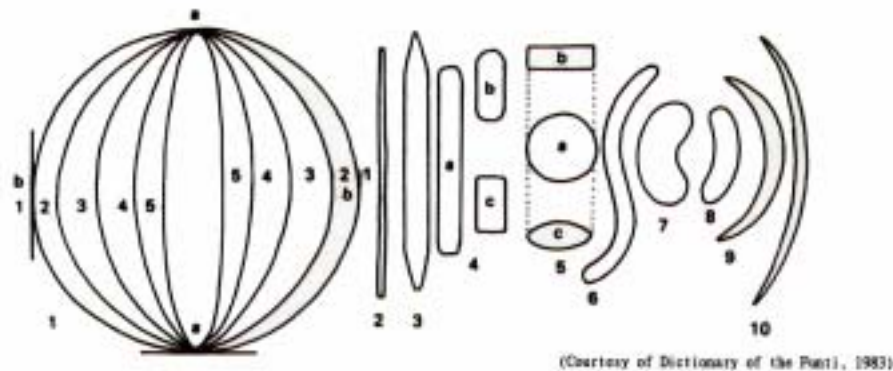
Coelomycetes	Conidia produced in pycnidia or acervuli
Hyphomycetes	Conidiomata not produced
Moniliaceous species	Hyphae and conidia hyaline or of pale colors
Dematiaceous species	Hyphae and conidia, both or either, darkly pigmented
Stilbeaceous species	Svnnemata produced
Mycelia Sterilia	No conidia produced



圖一、四種無性世代的子實體A. *Septoria*. B. *Marsonina*  
C. *Epicoccum*. D. *Arthrobotryum*.

### 依據分生孢子形態分類

不完全菌的菌絲生長分化後，可以產生分生孢子柄(conidiophore)，於分生孢子柄上再產生分生孢子(conidia)。分生孢子之形態、飾物、隔膜、產孢過程(conidiogenes)，常具分類意義。孢子可為球形 (spherical, globose)，卵形 (ovoid)、梨形 (pyriform)、倒梨形 (obpyriform)、橢圓形 (ellipsoid)、長筒形 (oblong)、香腸形 (allantoid)、線形 (filiform)、鐮刀狀 (falcate)、新月形 (fusoid) (圖二)。



(Courtesy of Dictionary of the Fungi, 1983)



(Courtesy of Dictionary of the Fungi, 1983)

1. Shapes based on the sphere and ellipsoids<sup>1</sup>

	axis aa	axis bb	length: breadth <sup>2</sup>
1 by 1	globose (spherical) <sup>3</sup>	(spherical)	1.0-1.05
1 to 2	subglobose (prolate spheroidal)	(oblate spheroidal)	1.05-1.15
2 to 3	broadly ellipsoidal (subprolate)	(suboblate)	1.15-1.3
3 to 4	ellipsoidal (prolate)	(oblate)	1.3-1.6; elongate
4 by 4	oval (perprolate)	(peroblate)	
5 by 5	fusiform		

2. Filiform.

3. Aceros.

4. Cylindrical. (Restricted by Bus (1969) to cylinders with a length: breadth of 2.0-3.0).

a. Bacilliform (l: b > 3.0); b. c. oblong; b. apices rounded (obtus); c. apices truncate.

5. a. Discoid or lenticular in surface view.

b. Discoid in side view.

c. Lenticular in side view.

6. Sigmoid.

7. Reniform (Fusiform)

8. Allantoid.

9. Lunate (Crescentic).

10. Falcate.

11. Ovoid.

12. Obovoid.

13. Lacythiform.

14. Pyriform.

15. Oboviform.

16. Clavate.

17. Obclavate.

18. Capitata.

19. Spathulate.

20. Bicompartate.

21. Turbinate.

22. Quadrangstar (Rhomboidal).

23. Coniform.

24. Dolabriform.

25. Campanulate.

26. Napiform.

27. Biconic.

28. Lagreniform.

29. Peltate.

30. Ampulliform.

31. Doliform.

32. Cymbiform (Navicular).

33. Acicular.

34. Subulate.

35. Hamate (Uncinate).

36. Corniform.

37. Circinate.

38. Ventriform.

Apices

39. Mucronate.

40. Papillate.

41. Acute.

Edges

42. Sinuate.

43. Crenate.

44. Crenulate.

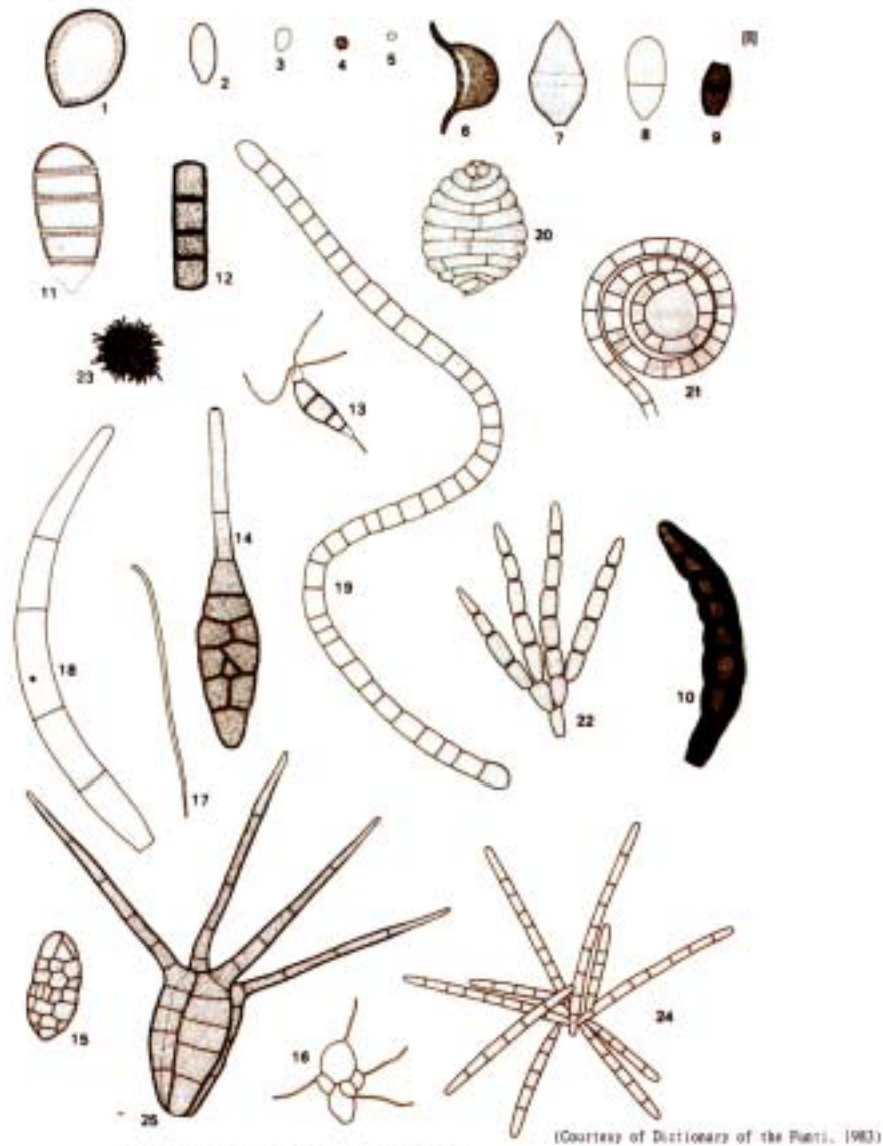
45. Dentate.

46. Serrate.

47. Laciniate.

圖二、描述真菌孢子形態的專有名詞

孢子表面之紋飾最常見為網狀 (reticulate)、疣狀(verrucose)、小突點突起 (punctate)、條痕(striate)、刺狀突起(echinate)、表生凹洞(alveolate)。而若為單細胞稱為單胞孢子 (amerspore)、雙胞孢子 (didymospore)、橫隔多胞孢子 (phragmospore)、縱橫隔膜多胞孢子 (dictyospore)(磚格孢子)。就外形又可為香腸形孢子 (allantospore)、絲狀線形孢子 (scoleospore)、星狀孢子 (staurospore)、螺旋孢子 (helicospore)等(圖三)。



- Amerosporae** (1-celled) 1~7.  
**Didymosporae** (2-celled) 8~9.  
**Phragmosporae** (3 (or more)-celled) 10~13.  
**Dicyosporae** (muriform) 14~16.  
**Scolecosporae** (filiform) 17~19.  
**Helicosporae** (spirally coiled) 20~21.  
**Staurosporae** (star-like in form) 22~25.

圖三、Saccardo系統中所描述之各種形態的孢子

### Saccardo分類系統

Saccardo分類系統曾經有一段很長時間被使用，而此系統最主要是根據(1)在自然界裡產孢構造之形態以及(2)分生孢子和分生孢子柄之形態、顏色來作為分類依據(表二, 圖三)。

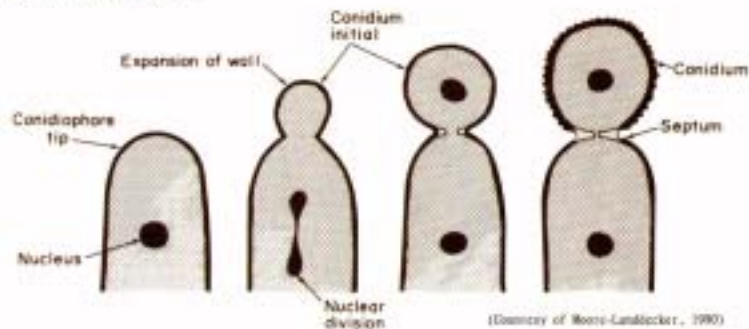
表二、 Traditional artificial groups of conidial fungi based on characters of conidia and conidium pigmentation

Amerosporae	Conidia continuous (one celled), spherical, ovoid to elongated, or short
Allantosporae	cyllidric
Hyalosporae	Conidia cylindrical, curved (allantoid); hyaline to pale
Phaeosporae	Conidia hyaline Conidia colored
Didymosporae	
Hyalodidymae	Conidia ovoid to oblong, one septate
Phaeodidymae	Conidia hyaline Conidia colored
Phragmosporae	
Hyalophragmiae	Conidia oblong, two to many septate (transversely septate)
Phaeophragmiae	Conidia hyaline Conidia colored
Dictyosporae	Conidia ovoid to oblong; net septate (transversely and longitudinally septate)
Hyalodictyae	Conidia hyaline
Phaeodictyae	Conidia colored
Scolecosporae	Conidia threadlike to wormlike; continuous or septate; hyaline or colored
Staurosporae	Conidia stellate (star shaped), radially lobed; continuous or septate; hyaline or colored

### 產孢細胞(conidiogenous cells)產生孢子的方式

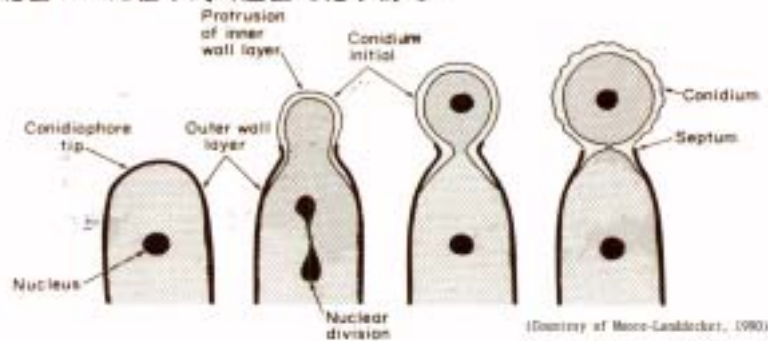
#### Holoblastic conidia (全芽生性分生孢子)

芽生性產孢細胞之內外壁均具延伸性皆提供作為新生芽生孢子壁，以此種方式所產生之孢子稱之。



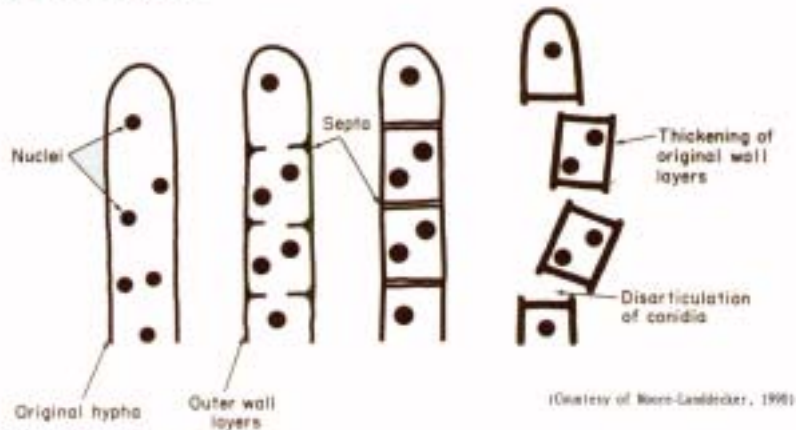
**Enteroblastic conidia (內生芽生性分生孢子)**

芽生性產孢細胞 (conidiogenous cell) 之內壁具延伸性，可提供作為新生芽生孢子胞壁，以此種方式所產生之孢子稱之。



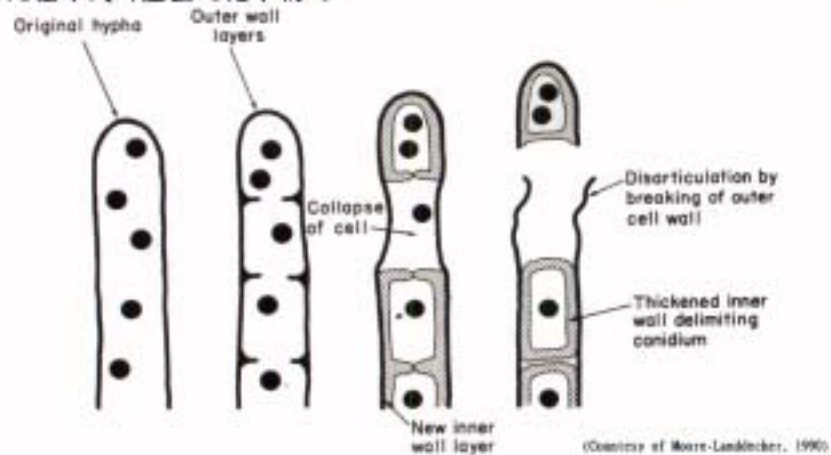
**Holothallic conidia (全節生性分生孢子)**

節生性之產孢細胞之內外壁皆全部提供作為新生節生孢子之胞壁，以此種方式所產生之孢子稱之。



**Enterothallic conidia (內節生性分生孢子)**

節生性之產孢細胞 (conidiogenous cell) 之內壁，提供作為新生芽生孢子胞壁，以此種方式所產生之孢子稱之。



**腔孢菌的分類與鑑定**

腔孢菌(coelomycetes, 念 sèlò'misès), 原文係來自希臘文 koilōma (hollow )

及 mykès(fungus)組合而成，目前約有 700 屬，9000 種(Hawkworth, 1995)。Coelomycetes 這個字最早由 Grove (1919)所使用，原來只是用來稱 *Phyllosticta auct.*, *Phomopsis* 及 *Phloeospora* 三屬產孢構造變異大的屬，後來在 1930 年代他將這個字的定義加以擴大，泛指產孢構造形成在一杯狀或子座狀分生孢子器，盾狀分生孢子器及分生孢子盤長出的菌類。嚴格而言，這樣不具有親源演化基礎的分類，並不恰當(Sutton, 1980)。傳統上，這群菌的「人為分類」可分為三個目(order)，分別是 Melanconiales(黑盤孢目)，Sphaeropsidales (球殼孢目)及 Pycnothyales (盾殼菌目)。由於盾殼菌目的產孢過程研究很少，因此 Sutton (1980)的『The Coelomycetes』一書中並未將它列入。腔孢菌依據產孢構造(conidiomatum)的型態來分類，可分為 1) pycnidial, 2) pycnothyrial, 3) acervular, 4) cupulate, 5) eustromatic, 及 6) pseudostromatic 六大類(圖四)。Sutton 在本書又將腔孢菌依產孢過程分成六個亞目(suborders) (檢索表一)。以下將就不同目的特徵，以及造成病害的代表屬加以介紹。



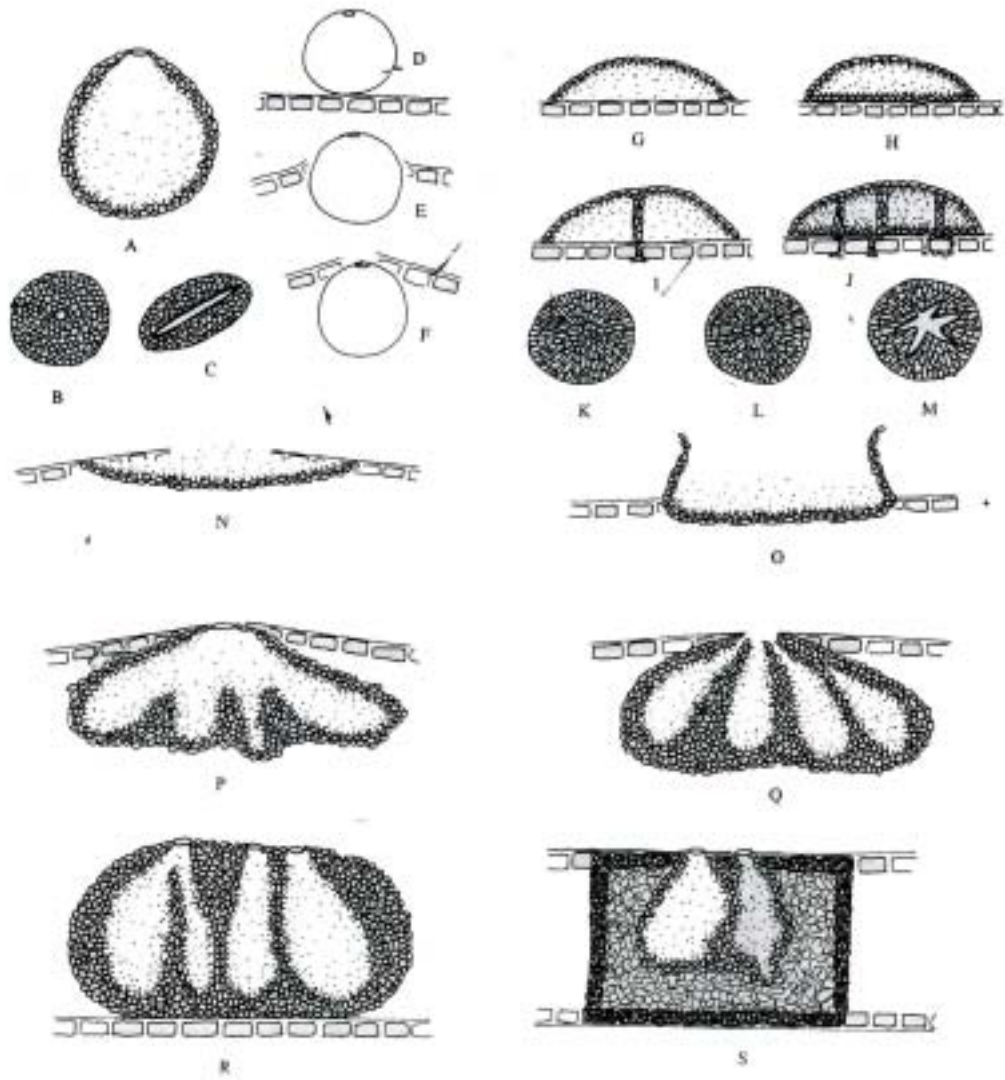


Fig. . Conidiomatal types. A-F, pycnidial; G-M, pycnothyrial; N, acervular; O, cupulate; P-R, eustromatic; S, pseudostromatic. B, dehiscence by a central circular ostiole; C, dehiscence by a longitudinal ostiole (raphe); D, superficial; E, semi-immersed; F, immersed; G, with upper wall only; H, with upper and lower walls; I, with a central supporting column; J, multilocular with several supporting columns; K, dehiscence from the margin; L, dehiscence by a central ostiole; M, dehiscence by irregular fissures; P, convoluted, immersed; Q, multilocular, immersed; R, multilocular, superficial; S, pseudostromatic.

圖四、腔孢菌產孢構造型態

## 檢索表一

### Key to suborders of Coelomycetes (Sutton, 1980)

- 1. Conidiogenesis thallic.....2
- 1. Conidiogenesis blastic.....3
  - 2. Conidiomata pycnidial.....Thallopycnidiineae
  - 2. Conidiomata stromatic.....Thallostromatineae
- 3. Conidiogenesis holoblastic.....4
- 3. Conidiogenesis enteroblastic.....5
  - 4. Conidiomata pycnidial.....Blastopycnidiineae
  - 4. Conidiomata stromatic.....Blastostromatineae
- 5. Conidiomata pycnidial.....Phialopycnidiineae
- 5. Conidiomata stromatic.....Philostromatineae

## 腔孢菌各論

**1. Melanconiales(黑盤孢目)：**指產生分生子盤(acervular conidiomata)的菌類，但在培養基上往往不產生分生孢子盤，而像絲狀菌一樣直接產孢。重要的代表屬如下：

- (1) *Collectotrichum* spp. (炭疽病菌)。在寄主上分生孢子盤通常可見剛毛(setae)，孢子為長柱形(cylindrical)，橢圓形(ellipsoid)或鐮刀狀(falcate)。例如：*C. acutatum* (甜辣椒上引起果腐)、*C. gossypii* (棉花)、*C. lindemithianum* (大豆)、*C. lini* (亞麻)均可經由種子傳染。近年來，*C. truncatum*在檢疫上也逐漸受到重視。
- (2) *Marssonina* spp. 分生孢子盤表皮下生，孢子無色彎曲，具一橫格，引起核果類的壞疽。
- (3) *Pestalotiopsis* spp. 廣義的 *Pestalotia* (*Pestalotia sensu lato*)，引起針葉樹類種子病害。
- (4) *Pestalotia* spp. 分布普遍，腐生或寄生。大約有7種，危害本省的枇杷灰斑病菌為*P. eriobotryicola*。
- (5) *Greenia* sp. 分生孢子盤杯形，大小在80~230 $\mu$ m之間，成熟的分生孢子盤下有數層由菌絲構成的子座存在，子座上著生無色分生孢子柄，孢子柄為瓶梗型，往上漸細，偶有分枝。孢子無色至淡褐色，細紡錘形，兩端尖細。可引起葡萄苦腐病。

**2. Sphaeropsidales(球殼孢目)：**指產生分生孢子器(pycnidial conidiomata)的菌類。重要的代表屬如下：

- (1) *Ampelomyces* sp. 僅一種。是著名的超寄生菌，寄生於白粉菌之菌絲及發芽孢子上，主要藉分生孢子傳播，分生孢子極小，細橢圓形僅4~8 $\mu$ m之間。人工可以培養，目前已有商品化的產品作為防治白粉病的藥劑。
- (2) *Macrophomina* sp. 一屬一種，但寄主範圍廣泛，分生孢子器初期埋生，後突出。孢子無色大型15~30 $\times$ 5~10 $\mu$ m間。它的主要特徵在於除分生孢子器外也形

成菌核。主要引起根部病害，但在臺灣也引起芝麻褐斑病大豆、菜豆及甜瓜的病害。

- (3) *Phoma* spp. 一般認為並不是一個定義很好的屬(Rossmann *et. al.*1987)。它們的有性世代被歸到*Didymella*, *Leptosphaeria*, *Mycosphaerella*, 及*Pleospora*等屬下(Sivanesan,1984)。Sutton (1980) 列了27種的檢索表，但曾被記錄的至少就有2000種。可知本屬還有賴更進一步的研究。分生孢子器球形，大多表生具有孔口，殼壁細胞由1至數層的假薄壁細胞組成，分生孢子單室無色透明，自瓶生產孢細胞長出，無色，橢圓形或卵圓形。在我國紀錄至少28種。比較重要的有*P. lingam*引起十字花科黑腳病及*P. wasabiae*引起山葵黑心病。
- (4) *Phomopsis* spp.顧名思義它是長的像*Phoma*的菌類。事實上目前的定義*Phomopsis*是指產生暗色子座(stromata)，具兩種形態分生孢子，紡錘形稱 $\alpha$ 孢子，細絲狀的則稱 $\beta$ 孢子。它們的有性世代只要能找到的話清一色都是*Diaporthe*。這類菌形態上的變化極小，根據Uecker(1988)調查超過200種的*Phomopsis*，有93%的 $\alpha$ 孢子長度在4~12 $\mu$ m之間，76%寬度在2~3 $\mu$ m之間。因此在沒有更好的分類方法前，寄主範圍變成了種的一個定義。本屬也是著名的內生菌類(endophytes)，大約有60種是植物病原菌，我國有紀錄的約有14種。著名的有*P. leptostromiformis*感染羽扇豆(*Lupinus luteus*)，產生黴菌毒素造成草食性畜類的中毒，可在種子內潛伏達3年上。*P. sojae*造成大豆及菜豆莢腐及莖腐，在濕度大的地區，對種莢的感染率極高。*P. vexans*造成茄子果腐及枝枯。有藉種子傳播的記錄。蘆筍莖枯病原*Phoma asparagii*,近年也被轉移至*Phomopsis*屬(Uecker, 1991)。
- (5) *Phyllosticta* spp.一度與*Phoma*不清楚，過去認為感染植物莖及根部的稱*Phoma*，感染葉部的則稱*Phyllosticta*，這當然是不自然的分類法。Punithaligam指出本屬分生孢子有一無色的附絲(appendage)，有性世代可為*Botryosphaeria*, *Guignardia*,及*Mycosphaerella*。這也是一群很重要的內生菌。
- (6) *Ascochyta* spp.有記錄的約有500種，許多是同種異名。分生孢子器薄壁光滑，成熟時頂端產生一個孔。與*Phoma*最大的不同在於它的分生孢子一個橫隔。我國紀錄有21種，有數種可以感染豆類如*A. fabae*，*A. pinodes*，*A. pisi*及*A. rabiei*等。
- (7) *Lasiodiplodia* spp. 一屬一種，*Lasiodiplodia theobromae*。但寄主範圍廣泛，是亞熱帶地區重要的植物病原。培養基上產孢必須有光照，產孢構造為子座型，孢子單室無色透明，成熟後暗褐色雙室孢子，具直線條紋。本菌大多自傷口侵入，常見有菜豆苗莖枯病及芒果蒂腐病。
- (8) *Diplodia* spp.分生孢子器成熟時露出在寄主外，亞球形具乳突，厚壁，分生孢子單隔有色，成熟極緩。約700種，我國紀錄有12種。依Rossmann說法，這群菌的分類相當混亂。Sutton (1980)僅承認模式種一種而已。*D. corchori*引起黃麻(*Corchorus* spp.)莖枯病。*D. zae*及*D. macrospora*引起玉米莖枯穗腐及苗腐。在溫帶地區是極普遍的種媒病害。
- (9) *Stagnospora* spp.分生孢子器薄壁，埋生，球形。分生孢子長柱形或紡錘形，具多個橫隔。我國紀錄有5種。有性世代被放在*Leptosphaeria*及*Phaeosphaeria*。在北美*S. melioli*引起甜苜蓿冠腐病並可藉種子傳播。著名的甘蔗葉枯病系由*S. taiwanensis*。
- (10) *Septoria* spp. 分生孢子器光滑，薄壁，埋生，分生孢子無色，長絲狀，具多個橫隔，約有1000種，我國紀錄47種。引起多種植物的葉斑如*S. apiicola* (芹

菜), *S. cucurbitacearum* (葫蘆科), *S. glycines* (大豆), *S. lycopersic i*(蕃茄), *S.lactucae* (萵苣)等。

(11) *Macrophoma araucariae* : 在美國 *Araucaria excelas* 列為進口檢疫對象。

## 結 論

總而言之，鑑定不完全菌，一方面要注意產孢構造，如：分生孢子器、分生孢子盤、分生孢子束(synnemata)、分生孢子褥(sporodochium)或獨立散生之分生孢子柄(conidiophore)，同時屬種之歸屬則主要觀察產孢構造，產孢方式(conidiogenesis)、孢子之形態、大小、顏色、細胞隔膜數多寡、紋飾等加以判別。傳統之分類體系簡易實用，但不儘符合自然之類緣關係，自然之分類系統則有待無性(anamorph)與有性(teleomorph)世代在形態、構造、發生學(ontogeny)、特徵和分子標記，如生理、生化、核酸序列等總體分析整合，或可當為輔助鑑定之參考依據。

## 引用文獻

1. 林俊義。1988。種子(苗)病害之傳播及防治。園藝種苗產銷技術研討會專集。233~252頁。
2. 吳龍溪。1972。不完全菌亞群，489~492頁，王雲五編。中山自然科學大辭典，第4版。台灣商務印書館，台北。
3. 郭克忠。2004。盤生與腔孢菌之鑑定。檢疫防疫植物病原真菌鑑定與管理研討會。79~89頁。
4. 陳金亮。1994。台灣不完全菌絲孢綱之分類學研究。台灣大學植物病蟲害研究所博士論文。547頁。
5. 曾顯雄。2004。絲孢菌之鑑定。檢疫防疫植物病原真菌鑑定與管理研討會。50~78頁。
6. Alexopoulos, C. J. *et. al.* 1996. *Introductory Mycology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, U. S.
7. Ellis, M. B. 1971. *Dematiaceous Hyphomycetes*. Commonwealth Mycological Institute. Kew, Surrey, U. K.
8. Grove, W. B. 1919. *Mycological notes* . J. Bot. Lond. 57: 206-210.
9. Hawkworth, D. L. *et. al.* 1995. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of fungi*, CAB International, Wallingford, United Kingdom.
10. Rossman, A. Y. *et. al.* A literature guide for the identification of the plant pathogenic fungi. Pap. 252. APS Press. USA.
11. Sivanesan, A. 1984. *The Bitunicate Ascomycetes and Their Anamorphs*. Cramer, Vaduz, Germany. 701 pp.
12. Sutton, B. C. 1980. *The Coelomycetes*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough. United Kingdom. 696 pp.
13. Uecker, F. A., and Johnson, D. A. 1991. Morphology and taxonomy of species of *Phomopsis* on *Asparagus*. *Mycologia* 83:192-199.